

刘宇乐,姜宛彤,苏文欣,等.丛枝菌根真菌调控植物耐盐碱机制研究进展[J].江苏农业科学,2022,50(19):9-17.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.19.002

丛枝菌根真菌调控植物耐盐碱机制研究进展

刘宇乐,姜宛彤,苏文欣,吕亚茹,王菲,严俊鑫

(东北林业大学园林学院,黑龙江哈尔滨 150040)

摘要:土壤盐碱化已经成为我国乃至全球备受关注的土壤环境问题之一。盐碱胁迫会对植物造成渗透胁迫、离子胁迫、氧化胁迫以及高 pH 值伤害,严重威胁植物的生长。国内外研究结果表明,丛枝菌根真菌(AMF)可以通过与植物根系形成共生关系来促进植物生长,提高植物的经济价值和产量。近年来研究发现,丛枝菌根真菌侵染植物使其耐盐碱性也得到明显提高。基于此,本文从丛枝菌根真菌缓解氧化胁迫、缓解渗透胁迫、调节离子平衡、促进养分吸收、调节植物激素、增强光合作用、改善土壤环境以及调控转录因子表达等方面对其提高植物抵抗盐碱胁迫的生理和分子机制进行了综述,并在此基础上提出了展望,以期探索 AMF 提高植物的耐盐碱机制以及加强盐碱土的综合治理提供一定的科学依据。

关键词:丛枝菌根真菌;盐碱胁迫;菌根共生;耐盐碱性

中图分类号:Q945.78;S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)19-0009-09

目前,土壤盐碱化已经成为我国乃至全球备受关注的土壤环境问题之一。根据联合国粮农组织的不完全统计,目前全球盐碱土地的面积约为 9.5

亿 hm^2 ,其中我国约为 9 900 万 hm^2 ,约占全球盐碱土地的十分之一,严重威胁着植物的正常生长和经济的可持续发展^[1]。根据盐碱地不同盐分的差异,人们将盐碱胁迫分为以 NaCl 、 Na_2SO_4 为主的中性盐胁迫和以 NaHCO_3 、 Na_2CO_3 为主的碱性盐胁迫^[2]。随着土壤盐碱化和次生盐碱化程度的不断加剧,如何增强植物的耐盐碱性、加强土壤盐碱化的治理以及盐碱土的综合开发已经成为现代生态发展的重大课题。

收稿日期:2021-11-24

基金项目:国家自然科学基金(编号:31800546)。

作者简介:刘宇乐(1998—),女,山东烟台人,硕士,主要从事园林植物逆境生理研究。E-mail:lyl3102@163.com。

通信作者:严俊鑫,博士,副教授,主要从事园林植物逆境生理研究。E-mail:yanjunxin@163.com。

[28] 俞振宇,谭永忠,吴次芳,等.基于兼业分化视角的农户耕地轮作休耕受偿意愿分析——以浙江省嘉善县为例[J].中国土地科学,2017,31(9):43-51.

[29] 谢花林,程玲娟.地下水漏斗区农户冬小麦休耕意愿的影响因素及其生态补偿标准研究——以河北衡水为例[J].自然资源学报,2017,32(12):2012-2022.

[30] 刘卫柏,杨胜苏,李中,等.重金属污染治理试点地区农户对耕地休耕政策的满意度及其影响因素[J].经济地理,2021,41(1):158-164.

[31] 龙玉琴,王成,邓春,等.地下水漏斗区不同类型农户耕地休耕意愿及其影响因素——基于邢台市 598 户农户调查[J].资源科学,2017,39(10):1834-1843.

[32] 李佳欣,杨庆媛,胡涛.休耕政策的农户满意度及其影响因素分析——以甘肃省环县为例[J].地域研究与开发,2019,38(2):158-162,168.

[33] 刘振中,刘瑾,周海川.耕地轮作休耕制度试点的若干问题与对策[J].中国经贸导刊,2016(26):18-19.

[34] 谢花林,翟群力,卢华.我国耕地轮作休耕制度运行中的监督机制探讨[J].农林经济管理学报,2018,17(4):455-462.

[35] 刘彦伶,李渝,秦松,等.西南喀斯特生态脆弱区实行轮作休耕问题探讨——以贵州省为例[J].中国生态农业学报,2018,26(8):1117-1124.

[36] 刘亚男,杨庆媛,童小容.休耕地管护中利益主体的博弈分析[J].西南师范大学学报(自然科学版),2019,44(4):49-56.

[37] 王茂林.美国土地休耕保护计划的制度设计及若干启示[J].农业经济问题,2020,41(5):119-122.

[38] 钱晨晨,黄国勤,赵其国.中国轮作休耕制度的应用进展[J].农学报,2017,7(3):37-41.

[39] 孙治旭.关于云南省实行耕地轮作休耕的思考[J].环境与可持续发展,2016,41(1):148-149.

[40] 陈展图,杨庆媛.广西实行耕地轮作休耕制度研究[J].桂海论丛,2018,34(6):69-76.

[41] 黄国勤,赵其国.中国典型地区轮作休耕模式与发展策略[J].土壤学报,2018,55(2):283-292.

[42] 邹学荣,杨庆媛,陈展图.美国休耕制度及其对中国耕地休耕制度构建的启示[J].中国农业资源与区划,2018,39(7):78-84.

[43] 黄国勤,赵其国.江西省耕地轮作休耕现状、问题及对策[J].中国生态农业学报,2017,25(7):1002-1007.

丛枝菌根真菌 (AMF) 广泛存在于土壤中, 可以在土壤中形成庞大的根外菌丝网络^[3]。研究表明, AMF 可以与自然界中 90% 以上的植物形成根系共生关系^[4], 菌根可以从植物体内获得维持其生长的营养物质, 植物可以借助根外菌丝的吸收能力从更深层的土壤中获得更多的水分和矿质元素, 提高植物的经济价值和产量^[5]。近年来研究发现, 菌根侵染植物后, 寄主植物的耐盐碱^[6]、干旱^[7]、重金属^[8]以及极端温度^[3]等的能力也得到明显提高。本文对国内外有关丛枝菌根真菌提高植物耐盐碱胁迫的作用机制进行了综述, 分析了丛枝菌根真菌对盐碱胁迫下植物的抗氧化防御系统、渗透调节物质、离子平衡、养分吸收、植物激素、光合作用以及土壤环境等方面的影响, 以期对相关理论研究以及加强盐碱土的综合治理提供一定的参考价值。

1 盐碱胁迫对植物的危害

在自然环境中, 我国盐碱土多为混合盐碱土, 盐胁迫和碱胁迫往往交错发生^[9]。土壤中盐分含量过高会导致植物体内水分向外渗出, 对植物造成渗透胁迫, 严重时导致植物死亡^[10]。盐碱土中 Na^+ 浓度过高会使植物细胞中 Na^+ 大量积累, 打破了植物细胞中原有的离子比例平衡, 对植物直接产生离子胁迫。 Na^+ 还会干扰植物根系对其他离子的吸收, 造成植物养分亏缺^[11]。植物的生理代谢常伴随着活性氧 (ROS) 的产生, 正常情况下 ROS 的产生和消除会处于一种平衡状态, 盐碱胁迫导致植物体内 ROS 大量积累, 其强氧化性会对植物细胞的结构和功能造成损伤, 使植物产生氧化胁迫^[12]。碱胁迫除对植物产生渗透胁迫、离子胁迫和氧化胁迫外, 还会使碱性盐中主要含有的 Na_2CO_3 、 NaHCO_3 成分发生水解反应, 在盐胁迫的基础上对植物产生高 pH 值伤害^[13]。一方面根际周围的高 pH 值环境会导致土壤中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 沉淀, 而间接对植物造成营养胁迫^[14-15], 另一方面在天然碱胁迫下还会导致土壤板结, 降低土壤微生物和酶的活性, 影响植株根系微环境生态稳定^[16]。此外, 高 pH 值会影响叶肉细胞微环境的酸碱平衡, 使叶绿体结构受损, 导致叶片叶绿素含量下降, 影响其正常的光合作用^[17], 因此碱胁迫对植物的危害远高于盐胁迫。

2 AMF 对盐碱胁迫下植物生长的影响

研究表明, 盐碱土中存在大量的 AMF^[18], 1928

年, Mason 首次发现 AMF 可以与盐生植物形成根系共生关系。岳英男对东北松嫩盐碱草地上包括蔷薇科、禾本科、菊科、蓼科等在内的 26 种植物进行调查发现, 这 26 种植物都可以被 AMF 侵染, 其中禾本科、蔷薇科植物侵染率可达 90% 以上, 而一些认为较难被 AMF 侵染的植物, 如碱蓼 (*Polygonum gracilius*)、扁蓄蓼 (*Polygonum aviculare*) 和蓬子菜 (*Galium verum*) 等也观察到了不同程度的菌根结构^[19]。许多试验已经表明, AMF 能够在盐生植物的生长中发挥促进作用, 对盐生植物如碱茅 (*Puccinellia distans*)^[20]、碱蓬 (*Suaeda glauca*)^[21]、羊草 (*Leymus chinensis*)^[22] 等研究发现, 在盐碱胁迫条件下菌根植株的株高、生物量均大于非菌根植株。除此之外, 丛枝菌根提高植物耐盐碱方面的作用在不同苗木、农作物和牧草上也均被证实。研究表明, 接种 AMF 可缓解盐碱胁迫对向日葵 (*Helianthus annuus*)^[23]、金叶女贞 (*Ligustrum vicaryi*)^[24]、桑树 (*Morus alba*)^[25]、杜梨 (*Pyrus betulifolia*)^[26] 等植物的抑制作用, 并且使其生物量显著提高。AMF 可以使盐碱胁迫下植物的品质显著提高, 叶林的研究表明, 在混合盐碱胁迫下接种 AMF 使西瓜 (*Citrullus lanatus*) 中可溶性固形物、可溶性糖、维生素 C 的含量与未接种植株相比提高了 14.50%、4.03%、18.59%^[27]。接种 AMF 的番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 植株的果实干质量和产量分别为未接种植株的 1.5 倍和 2.1 倍^[28]。AMF 还可以使药用植物缬草 (*Valeriana officinalis*) 中的缬草素^[29] 和甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 中的甘草酸^[30] 等活性成分含量相对于盐胁迫下显著提高, 提高了其药用价值, 有助于扩大植物的栽培范围和提高盐碱地的综合开发利用。

3 AMF 提高植物耐盐碱胁迫的作用机制

3.1 缓解氧化胁迫

植物面临盐碱胁迫时, 其体内 ROS 大量积累会导致膜脂过氧化从而使细胞膜的结构和功能遭到破坏。植物清除 ROS 的抗氧化系统包括酶促保护系统和非酶促保护系统^[31]。酶促保护系统主要包括过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽还原酶 (GR) 等抗氧化酶, 抗氧化酶的活性的提高可以显著减少活性氧对植物的损伤^[32]。Hashem 等研究发现, 在盐胁迫下接种 AMF 的黄瓜

(*Cucumis sativus*) 与对照相比,其叶片中的 SOD、CAT、APX、GR 活性分别提高了 6.87%、28.83%、34.10% 和 26.17%^[33]。赵霞等研究证实,AMF 能提高混合盐碱胁迫下紫苜蓿(*Medicago sativa*)的 SOD、CAT、POD 活性^[34]。这一结果也在大叶女贞(*Ligustrum lucidum*)^[35]、鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)^[36]的研究中得到体现。Ren 等研究发现,接种 AMF 能提高盐胁迫下田菁(*Sesbania cannabina*)体内 SOD、CAT、GR 的活性,并且上调了其相关基因的表达^[37]。Chen 等研究了盐胁迫下刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的 *RpCu/Zn - SOD*、*RpMn - SOD*、*RpAPX1*、*RpAPX2*、*RpGR* 等抗氧化酶功能基因的表达情况,发现这 5 种功能基因在刺槐中均表达上调,相关的抗氧化酶活性也随之提高,以此达到抵抗氧化胁迫的效果^[38]。此外,Palma 等从丛枝菌根真菌 *Gigaspora margarita* 中分离出的编码 Cu/Zn 超氧化物歧化酶的基因(*GmarCuZnSOD*)经研究表明也与提高植物的耐盐性有关^[39]。

非酶类抗氧化剂主要包括抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)等,这些物质既可以直接清除 ROS,也可以作为底物为上述酶类抗氧化剂提供还原力,从而清除活性氧^[40]。植物中抗坏血酸-谷胱甘肽(ASA-GSH)循环系统是清除 ROS 的重要途径,维持体内抗氧化系统的稳定^[12]。研究证实盐胁迫下接种 AMF 的黄瓜幼苗叶片和根系的 ASA 含量以及抗坏血酸/脱氢抗坏血酸(ASA/DHA)、谷胱甘肽/氧化型谷胱甘肽(GSH/GSSG)的比值与对照相比显著提高^[41]。植物面对盐碱胁迫时,可以通过合成次生代谢产物作为抗氧化剂来清除 ROS 的积累,如酚类、黄酮类化合物^[42]。Wang 等对在碱性盐胁迫下接种 AMF 的星星草(*Puccinellia tenuiflora*)植株进行蛋白质组学分析,发现苯丙烷类化合物生物合成的关键酶如苯丙氨酸解氨酶(PAL)、咖啡酰甲基转移酶(CAOMT)和肉桂酰辅酶 A 还原酶(CCR)表达显著上调,有助于香豆素、木质素和酚类等次生代谢产物合成^[43]。这些结果表明,接种 AMF 激活次生代谢基因,合成次生代谢产物可能在提高植物耐盐碱性过程中起重要作用。

3.2 缓解渗透胁迫

植物在盐碱胁迫环境中可以通过合成脯氨酸、可溶性蛋白和甜菜碱等渗透调节物质来促进水分向植物体转运,缓解渗透胁迫^[44]。研究表明,AMF 促使植物积累更多的渗透调节物质来维持体内水

分的充盈。Shi 等研究发现,接种 AMF 可促进桑树可溶性蛋白和糖的积累以增加细胞液浓度,维持细胞膨压,提高寄主植物耐盐性,且可溶性物质含量增加与植株菌根化程度正相关^[45]。接种 AMF 可以促进枸杞(*Lycium barbarum*)中淀粉水解成可溶性糖和还原糖,进而提升其渗透调节能力^[46]。Evelin 等研究证实,在盐胁迫下接种 AMF 可使胡卢巴(*Trigonella foenum-graecum*)叶片甜菜碱的含量增加,提高植物细胞渗透压,使细胞在面临生理性干旱时仍能保持一定水分,提高寄主植物对盐胁迫的耐受性^[47]。植物对 pH 值的调节主要依赖于体内有机酸的分泌。有机酸作为一种小分子的渗透调节物质,可以修复植物体内无机阴离子的匮乏,维持细胞内 pH 值稳定和离子平衡,对植物抗盐碱特别是碱胁迫的生理过程有重要意义^[16]。韦莉莉等的研究表明,AMF 可以与寄主植物互作分泌大量有机酸来调节植物体内及根外的 pH 值,从而减少根系的伤害^[48]。在 NaHCO₃ 胁迫下,接种 AMF 的星星草植株体内包括莽草酸、尿囊酸在内的部分有机酸含量增加,这对维持植物在碱胁迫下的离子平衡起着重要作用^[49]。在分子水平的研究表明,植物受到干旱、盐碱胁迫等会编码与脯氨酸生物合成有关的关键限速酶 *P5CS* 基因^[50]。Kesari 等在烟草(*Nicotiana tabacum*)中转入 *P5CS* 基因,其表达提高了植物抵抗渗透胁迫的能力^[51]。Kishor 等研究证实,盐胁迫下接种 AMF 的植株编码的 *P5CS* 基因显著上调,增强了脯氨酸的积累,缓解渗透胁迫,从而提高植株的耐盐性^[52]。

3.3 调节离子平衡

在盐碱胁迫中,植物体内 Na⁺ 浓度过高对植物造成离子毒害。研究表明,AMF 可以将 Na⁺ 保留在根外菌丝中,减少土壤中进入植物根系的 Na⁺。例如,接种 AMF 显著降低了青杨(*Populus cathayana*)雌株和雄株根、茎、叶中的 Na⁺、Cl⁻^[53]。AMF 也可以将 Na⁺ 区隔在植物根系中,从而减少 Na⁺ 向地上部分转运。Kong 等研究发现,盐碱胁迫下接种 AMF 的番茄植株与对照相比,其茎和叶的 Na⁺ 浓度分别下降 24.84% 和 39.67%,而根中 Na⁺ 浓度上升 5.11%,表明接种 AMF 可以减少有害 Na⁺ 的吸收,并抑制 Na⁺ 从根向地上部的转运^[5]。在分子水平上,植物细胞中维持 Na⁺ 平衡的离子转运蛋白主要有液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白(NHX1)和质膜 Na⁺ 单向转运蛋白(HKT1)等^[53]。盐碱胁迫下,

NHX 负责将 Na^+ 区隔于液泡中,降低其对其他细胞器的离子毒害^[54];植物的 *HKT* 基因过量表达可以使 Na^+ 从木质部中转运到木质部薄壁细胞,避免 Na^+ 被转运到地上部分,从而保证植物的光合作用不被破坏^[55]。陈婕的研究表明,接种 AMF 提高了刺槐根系 *RpHKT1* 在 200 mmol/L NaCl 处的表达,说明 AMF 能够减少 Na^+ 向植株地上部分的运输,但接种 AMF 对刺槐根系和叶片 *RpNHX1* 的表达均没有显著影响^[56]。然而,Porcel 等的研究表明,盐胁迫下接种 AMF 的水稻 (*Oryza sativa*) 中编码 *OsNHX3* 和 *OsHKT1;5* 基因表达上调,促进 Na^+ 的液泡区隔化,减少了 Na^+ 向植株地上部分的运输,提高了水稻耐盐性,这是因为水稻中 *OsNHX1-4* 基因都发挥着液泡 (Na^+ 、 K^+)/ H^+ 反向协同转运的功能^[57]。因此,需要进一步对其他编码 NHX 蛋白基因的表达情况进行研究,才能更清楚地阐明接种 AMF 植株中这些基因对 Na^+ 区室化作出的贡献。

SOS 途径是植物在盐碱胁迫条件下维持离子平衡的主要信号调节途径^[58]。在盐碱胁迫下,过量的 Na^+ 会触发细胞质内的 Ca^{2+} 信号。EF 手型钙结合蛋白 (SOS3) 进一步解码 Ca^{2+} 信号,并与丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 (SOS2) 互作,激活 Na^+ / H^+ 反向转运体 (SOS1),将 Na^+ 从细胞质中排出^[59]。Zhang 等研究发现,盐胁迫下接种 AMF 的芦笋 (*Asparagus officinalis*) 植株中包括编码 SOS3 和 SOS2 的基因在内的多个参与 SOS 信号通路的基因表达上调^[60]。此外,高浓度 Na^+ 会使 K^+ 吸收降低,打破了细胞内 K^+ / Na^+ 离子比例平衡,使 K^+ 参与的生理生化反应受到影响^[61],维持胞质 K^+ / Na^+ 平衡也是植物耐盐碱性的关键机制之一,研究证明,*PtSOS* 基因在特异调控毛果杨 (*Populus trichocarpa*) K^+ / Na^+ 平衡中发挥了重要作用^[62]。Chen 等研究发现,在盐胁迫条件下,接种 AMF 可以通过提高刺槐 *RpSOS1* 基因的相对表达和 K^+ / Na^+ 比率提高耐盐性^[63];Porcel 等研究发现,AMF 可以通过上调水稻 *OsSOS1* 等阳离子转运蛋白基因的相对表达量以促进 Na^+ 胞浆外排和液泡区隔化,改善内部 K^+ / Na^+ 比值提高水稻耐盐性^[57]。还有研究表明,*SISP* 基因能够调控 SOS 通路,减少植株的 Na^+ 积累,增强了植株的耐盐性^[64]。在盐胁迫 72 h 后,接种 AMF 植株与对照相比显著增加酸橙 (*Citrus aurantium*) *SISP* 基因 (*CaSISP*) 的表达水平,可以得出,*CaSISP* 基因可能是通过调节 Na^+ 积累,在耐盐性的发展中起着积极

的作用^[65]。

3.4 促进养分吸收

植物受到盐碱胁迫时,土壤中盐离子过多会抑制植物对其他离子的吸收从而导致植物营养失衡影响其正常生长。AMF 细小、众多的菌丝使植株根系吸收营养物质的范围扩大,促进了寄主植物对矿物质元素的吸收,进而间接提高植株耐盐碱性^[66]。

马朋坤的研究表明,在盐碱化湿地土壤上接种 AMF 的碱蓬地上部 N、P、K、Ca、Mg 的含量与对照相比分别提高 204%、77%、35%、84%、70%^[21],这一结果也在缙草^[29]、榉树 (*Zelkova serrata*)^[67] 中得到了证实。N 是植物生长发育的必需营养元素,谷氨酰胺合成酶 (GS)、谷氨酸脱氢酶 (GDH) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT) 是参与氮同化的关键酶^[16]。Zhang 等研究发现,盐胁迫下接种 AMF 的芦笋植株编码 GS、GDH 和 GOGAT 的基因以及硝酸盐转运蛋白 (NRT1/PTR) 基因家族中编码的 2 个在 N 吸收和转运中发挥多功能的基因显著上调,提高了芦笋的营养利用率,从而增强其耐盐性^[60]。菌根形成后,植物根系吸收的 P 几乎都是通过菌丝体吸收的,磷转运蛋白在吸收 P 元素过程中起到关键作用^[3]。迄今为止,已从 3 种 AMF 中鉴定出高亲和力磷转运蛋白编码基因 (*GvPT*、*GintPT* 和 *GmPT*^[68])。AMF 还可以诱导植物的磷转运蛋白表达,曹庆芹等的研究表明,接种 AMF 使草莓 (*Fragaria ananassa*) 根系中的 *FaPT4*、*FaPT5* 和 *FaPT8* 被高效诱导表达,有利于草莓对土壤中磷素的高效吸收^[69]。马志博对盐胁迫下接种 AMF 的酸枣 (*Ziziphus jujuba*) 植株进行研究发现,其根中磷转运蛋白基因 *ZjPHT1.11*、*ZjPHT1.3*、*ZjPHT1.5*、*ZjPHT1.5*、*ZjPHT1.7* 表达显著上调,促进了根系对磷的吸收^[70]。此外,Liu 等研究发现,高亲和 K^+ 转运蛋白 *SLHAK10* 仅在接种 AMF 的番茄中表达显著上调,证实 AMF 能够介导与 *SLHAK10* 相关的 K^+ 摄取途径,改善植株 K^+ 营养,还能增加根系碳水化合物积累,促进 AMF 定殖^[71]。

植株在碱胁迫下常常会因为缺 Fe 而表现出失绿症状,这是由于碱性土壤的 pH 值增高,Fe 大多以 Fe^{3+} 形式存在,溶解度降低而无法为植物所利用^[72],所以提高植物对铁元素的吸收成为缓解碱胁迫的关键之一。AMF 可以通过不同途径改善植株体内 Fe 元素。AMF 侵染植株根系后形成大量根外菌丝,可以直接吸收土壤中的矿质元素,研究表明,

在 NaHCO_3 胁迫下,接种 AMF 的黄瓜叶片中 Fe 元素的含量相对于对照来说显著提高 14%^[73]。此外 AMF 的根外菌丝分泌的球囊霉素可以与土壤中的铁离子等金属离子形成螯合物,当环境中铁元素含量下降时可以通过可逆反应来释放部分铁元素从而改善寄主植物根外铁环境^[74]。FRO 基因家族可以调节植株根系 Fe 的吸收,王明元的研究表明,接种 AMF 可以增强寄主植物根系在缺铁条件下 *FRO1* 基因的转录水平,进而增强了三价铁螯合物还原酶的活性,使根际土壤中更多的 Fe^{3+} 向 Fe^{2+} 转化,增强植株对铁的吸收利用^[75]。

3.5 调节植物激素

脱落酸(ABA)、生长素(IAA)、赤霉素(GA_3)等内源激素在植物适应逆境胁迫中发挥着重要的作用^[76]。AMF 在侵染植物后,可以诱导植物体内如 ABA、IAA 等内源激素的合成,提高了植物抵抗盐碱胁迫的能力^[77-78]。贺忠群等研究发现,盐胁迫下接种 AMF 的番茄植株,其体内的 GA_3 、IAA、ABA 水平均显著提高^[79]。但目前有关菌根植物内源激素的研究结果仍有不同,在研究 AMF 对西瓜盐碱胁迫的调控机制中发现,未接种西瓜叶片中的 ABA 含量高于接种 AMF 植株,这结果可能是西瓜受到胁迫后经 AMF 调控后植株 ABA 含量先升高后降低所致,缓解了胁迫伤害^[27]。此外,AMF 能诱导植物激素的合成,植物激素又能作为信号分子参与调控丛枝菌根的共生过程。独脚金内酯能刺激 AMF 菌丝产生分枝,是 AMF 侵染根系不可或缺的化学信号^[80]。有研究表明,AMF 的非寄主植物不能与 AMF 共生部分取决于其根系分泌物中缺少或减少了独脚金内酯^[81]。在盐胁迫下,接种 AMF 提高了生菜(*Lactuca sativa*)的独脚金内酯含量,促进了 AMF 对植株的侵染,从而提高了其耐盐能力^[82]。在分子水平上 ABA 不只是生长抑制物质,还是植物对逆境因子产生响应的一种信号因子,盐胁迫下植物体内 ABA 加速积累,ABA 响应元件在大量积累脱落酸的条件上受到刺激并产生表达,从而使植物产生抗性^[83]。Testerink 等研究发现,AMF 可以通过 2-甲基-D-赤藻糖醇-4-磷酸途径(EMP)促进 ABA 的生成,进而诱导胁迫因子磷脂酸的形成,引起植物信号反应,在耐盐性方面有重要作用^[84]。

3.6 增强光合作用

在盐碱胁迫下,植物的光合速率、蒸腾作用等均会受到影响^[85],接种 AM 真菌能够提高植物的光

合作用,从而增强植物抵抗不良环境的能力。贾婷婷等的研究表明,盐胁迫下接种 AMF 的沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)植株叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和气孔导度(G_s)显著高于未接种组^[86]。盐碱胁迫特别是碱性盐下产生的离子毒害和高 pH 值会阻碍光系统 II(PS II)和光系统 I(PS I)的正常运行以及 PS II 反应中心的 D1 和 D2 蛋白会在胁迫下降解^[87]。陈婕的研究表明,AMF 提高了与编码 D1 和 D2 蛋白有关的 *Rppsba* 和 *RppsbD* 基因在盐胁迫下的表达。当 D1 和 D2 蛋白在盐胁迫环境中降解时,AMF 对这 2 个基因的上调可以使接种植株中 PS II 有更好的修复能力^[56]。

高 pH 值还会影响叶绿素的合成以及叶绿体的结构从而使光合作用受到影响^[17]。在 NaHCO_3 胁迫下对星星草植株进行蛋白质组学分析发现,接种 AMF 的植株包括尿卟啉原脱羧酶(UROD)、叶绿素还原酶(NYC)、叶绿素合成酶(CHLG)在内的几个关于叶绿素合成的蛋白表达显著上调,并且参与叶绿素降解的脱镁叶绿酸氧化酶(PAO)显著下调,从而使其叶绿素含量显著高于未接种组^[43]。此外,AMF 还能分泌细胞分裂素类似物,促进植物叶绿体发育,从而增加植物体内叶绿素含量^[88]。

3.7 改善土壤环境

在土壤盐碱化过程中,土壤的有效养分丧失严重,特别是碱土中高 pH 值会导致土壤中 Mg、P(主要是磷酸盐)等矿质元素沉淀,影响根系对营养元素的吸收^[15]。袁丽环等的研究表明,对翅果油树(*Elaeagnus mollis*)接种 AMF 使得根际土壤中氮、磷元素显著增加,并且菌根侵染率与氮、磷含量呈显著相关关系,其根际土壤磷酸酶活性也显著提高,增强了植株对土壤可利用磷的吸收^[89]。此外,AMF 通过提高根区土壤酶活性,丰富了土壤微生物数量,增加根系分泌物,营造良好的根区土壤微生态环境^[90]。Gresh 等研究发现,在盐碱混合胁迫下接种 AMF 的番茄植株根际土壤中细菌和放线菌的密度显著增加,其中放线菌相较对照增加了 106.7%^[91]。接种 AMF 的西瓜幼苗根际脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性增强,表明西瓜根区速效养分含量提高,间接提高了西瓜的耐盐碱能力^[27]。

3.8 调控转录因子表达

在分子层面,转录因子是一种与特定 DNA 结合的蛋白质序列,可以接受上游盐碱胁迫信号,调控

下游相关耐盐碱基因(如抗氧化基因、渗透调节基因)的表达^[92]。包括 GRAS、AP2/ERF 在内的几个基因家族与植物耐盐碱响应密切相关。

AP2/ERF 家族根据结合域的个数和序列相似性可大致分为 4 个亚家族:ERF、DREB、AP2 和 RAV 亚家族^[93]。其中,AP2 亚家族与脂肪酸合成密切相关,研究表明,蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中 AP2 亚家族转录因子 *MtWRI5a* 通过调节参与脂肪酸生物合成和磷酸盐摄取的基因控制植物-菌根双向营养交换^[42]。除了参与脂肪酸合成外,AP2 亚家族也能参与抗性调控,研究表明,其 AP2 亚家族成员 ANT 能够直接与下游钙传感器 *SCABP8* 基因启动子结合,并与 SOS2 互作,通过调节离子稳态来保护拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗免受盐胁迫^[94]。在对酸枣幼苗进行盐胁迫处理后发现,接种 AMF 参与了 AP2/ERF 转录因子调控响应,分别诱导了植物叶片和根中 8 个和 19 个 AP2/ERF 转录因子表达上调^[72]。但目前丛枝菌根通过 AP2/ERF 转录因子调控植物耐盐碱性的具体机制仍不清楚,更多分子机制和调控通路有待挖掘。

GRAS 家族参与植物-真菌的共生,迄今为止,已经鉴定了包括 NSP1、NSP2、RAM1、DELLA 等几种参与菌根信号传导或菌根定殖的 GRAS 转录因子^[95]。研究表明,紫花苜蓿的 *della1/della2* 双突变体丛枝结构严重受损,这表明 DELLA 在丛枝发育中起到积极调节作用^[96];NSP2 和 NSP1 可以影响 Myc-LCO 信号传导进而影响丛枝菌根菌丝分枝,与野生型植物相比,NSP2-2 和 NSP1 突变体中菌根的定殖率显著降低^[97]。除此之外,DELLA 蛋白是一种调节不同激素互作的关键因子。在拟南芥中,DELLA 蛋白能够通过与脱落酸生物合成的诱导物 XERICO 互作,或者抑制盐胁迫反应中负调控因子 JAZ 蛋白表达来提高其耐盐性^[98]。GRAS 家族既能参与菌根定殖又在提高植物抗性方面发挥着积极作用,因此可以合理推测 GRAS 家族在丛枝菌根提高植物耐盐碱性方面发挥作用,未来可进一步挖掘 GRAS 家族在丛枝菌根提高植物耐盐性中的作用和分子机制。

4 展望

综上所述,土壤盐碱化是世界范围内所面临的严峻问题,丛枝菌根真菌能提高植物的耐盐碱性已经被很多学者所证实,但目前研究还不够深入,未

来应从以下几个方面加强:

(1)目前,国内外相关研究主要集中在植物耐 NaCl 盐胁迫方面,而对于植物耐 Na₂SO₄ 盐胁迫、NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 碱胁迫以及盐碱混合胁迫的研究相对较少。因此应善于利用转录组测序、QTL 定位等技术对 AMF 调控的不同盐碱胁迫信号通路以及诱导的抗性基因进行更加深入的研究。

(2)碱性盐胁迫相对于中性盐胁迫来说有一定的特殊性,植物响应碱性盐胁迫的分子机制也有所差异,所以在今后的研究中应该利用多组学技术分析碱性盐胁迫下菌根共生植物对胁迫响应的生理和分子机制,并与中性盐胁迫加以区分。

(3)我国盐碱地类型丰富,应该根据不同盐碱地类型筛选出最适合该地区的菌种,从而更好地提高植物耐盐碱性和盐碱土的开发利用。

(4)在野外环境中盐碱胁迫往往伴随着干旱胁迫,植物通常面临 2 种胁迫的交互作用。大量研究表明,AMF 可以提高植物的抗旱性和耐盐碱性,但是,2 种胁迫同时发生时,AMF 的缓解机制能否正常发挥作用还未可知,在今后应该加强这一方面的研究,将理论研究真正运用到实际环境中。

参考文献:

- [1]黄慧琼. 遏止全球土壤退化刻不容缓[J]. 生态经济,2021,37(2):5-8.
- [2]郑泽儒,赵俊超,龚束芳,等. NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 胁迫对碱茅和披碱草种子萌发、幼苗生长和生理指标的影响[J]. 中国科学院大学学报,2021,38(2):228-239.
- [3]李书鑫,杨文堂,朱先灿,等. 丛枝菌根真菌提高植物抵御低温胁迫能力的生理机制研究进展[J]. 生态与农村环境学报,2019,35(12):1516-1523.
- [4]张春楠,张瑞芳,王红,等. 丛枝菌根真菌影响作物非生物胁迫耐受性的研究进展[J]. 微生物学通报,2020,47(11):3880-3891.
- [5]Kong L, Gong X W, Zhang X L, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, ion balance of tomato plants under saline-alkali soil condition[J]. Journal of Plant Nutrition, 2020,43(5):682-698.
- [6]Cao Y P, Wu X F, Zhukova A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) species and abundance exhibit different effects on saline-alkaline tolerance in *Leymus chinensis* [J]. Journal of Plant Interactions, 2020,15(1):266-279.
- [7]Abdel-Salam E, Alatar A, El-Sheikh M A. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alleviates harmful effects of drought stress on damask rose [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2018,25(8):1772-1780.
- [8]李晓曼,王建军. 丛枝菌根真菌对镍胁迫桂花幼苗光合作用及抗

- 氧化酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(21): 223 – 227.
- [9] 金微微, 张会慧, 滕志远, 等. 盐碱互作胁迫对高丹草叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(10): 2090 – 2098.
- [10] Hasanuzzaman M, Raihan M R H, Masud A A C, et al. Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(17): 9326.
- [11] 胡爱双, 张小栋, 郭文静, 等. 盐胁迫下八棱海棠株系的离子吸收、运输与分配[J]. 植物生理学报, 2021, 57(9): 1829 – 1838.
- [12] 周 艳, 刘慧英, 邓嘉欣, 等. GSH/GSSG 对盐胁迫下番茄幼苗谷胱甘肽化修饰和抗氧化系统的影响[J]. 分子植物育种, 2021, 19(6): 1995 – 2003.
- [13] Chen W, Feng C, Guo W, et al. Comparative effects of osmotic – , salt – and alkali stress on growth, photosynthesis, and osmotic adjustment of cotton plants[J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 417 – 425.
- [14] 毛 恋, 芦建国, 江海燕. 植物响应盐碱胁迫的机制[J]. 分子植物育种, 2020, 18(10): 3441 – 3448.
- [15] Guo L Q, Shi D C, Wang D L. The key physiological response to alkali stress by the alkali – resistant Halophyte *Puccinellia tenuiflora* is the accumulation of large quantities of organic acids and into the rhizosphere[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2010, 196(2): 123 – 135.
- [16] 刘奕嫩, 于 洋, 方 军. 盐碱胁迫及植物耐盐碱分子机制研究[J]. 土壤与作物, 2018, 7(2): 201 – 211.
- [17] Bao Y, Wang J X, Chen C, et al. Effects of NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Hemerocallis fulva* ‘Golden Doll’[J]. Agricultural Biotechnology, 2020, 9(3): 18 – 25, 28.
- [18] Aliasgharzad N, Rastin S N, Towfighi H, et al. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of the Tabriz Plain of Iran in relation to some physical and chemical properties of soil[J]. Mycorrhiza, 2001, 11(3): 119 – 122.
- [19] 岳英男. 松嫩盐碱草地主要丛枝菌根真菌对植物耐盐性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [20] Dashtebani F, Hajiboland R, Aliasgharzad N. Characterization of salt – tolerance mechanisms in mycorrhizal (*Claroideoglomus etunicatum*) halophytic grass, *Puccinellia distans* [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(7): 1713 – 1726.
- [21] 马朋坤. 丛枝菌根真菌对盐碱化湿地土壤上碱蓬生长的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2016.
- [22] 付红丽. 丛枝菌根真菌对松嫩草地羊草耐盐性的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2018.
- [23] 贾冰冰, 周昕南, 丁胜利, 等. 接种丛枝菌根真菌对不同类型盐碱胁迫下向日葵生长及盐离子积累的影响[J]. 华南农业大学学报, 2021, 42(3): 45 – 54.
- [24] Qiu Y J, Zhang N L, Zhang L L, et al. Mediation of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and biochemical parameters of *Ligustrum vicaryi* in response to salinity[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2020, 112: 101522.
- [25] 郑亚茹, 唐 明. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下桑树生长及光合特性的影响[J]. 蚕业科学, 2020, 46(6): 669 – 677.
- [26] Yang X Y, Li H Y, Jiang L, et al. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on the growth characteristics, root morphology, and ion distribution of *Pyrus betulaeifolia* Bunge under saline – alkaline stress[J]. Forest Science, 2019: 97 – 104.
- [27] 叶 林. 丛枝菌根真菌对西瓜盐碱胁迫的缓解效应及其调控机理[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [28] Abdel Latef A A H, He C X. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 127(3): 228 – 233.
- [29] Amanifar S, Toghranegar Z. The efficiency of arbuscular mycorrhiza for improving tolerance of *Valeriana officinalis* L. and enhancing valerenic acid accumulation under salinity stress[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 147: 112234.
- [30] Amanifar S, Khodabandeloo M, Mohseni Fard E, et al. Alleviation of salt stress and changes in glycyrrhizin accumulation by arbuscular mycorrhiza in liquorice (*Glycyrrhiza glabra*) grown under salinity stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 160: 25 – 34.
- [31] Reginato M, Cenzano A M, Arslan I, et al. Na₂SO₄ and NaCl salts differentially modulate the antioxidant systems in the highly stress tolerant halophyte *Prosopis strombulifera* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 167: 748 – 762.
- [32] Hajiboland R, Aliasgharzadeh N, Laiegh S F, et al. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants[J]. Plant and Soil, 2010, 331(1/2): 313 – 327.
- [33] Hashem A, Alqarawi A A, Radhakrishnan R, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2018, 25(6): 1102 – 1114.
- [34] 赵 霞, 叶 林, 纳学伟, 等. 盐碱胁迫下丛枝菌根真菌对紫花苜蓿渗透调节物质及抗氧化能力的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 782 – 787.
- [35] 张爱娣, 郑仰雄, 黄东兵. 丛枝菌根真菌对大叶女贞耐盐性的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(19): 129 – 133.
- [36] Garg N, Bhandari P. Interactive effects of silicon and arbuscular mycorrhiza in modulating ascorbate – glutathione cycle and antioxidant scavenging capacity in differentially salt – tolerant *Cicer arietinum* L. genotypes subjected to long – term salinity[J]. Protoplasma, 2016, 253(5): 1325 – 1345.
- [37] Ren C G, Kong C C, Yan K, et al. Transcriptome analysis reveals the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on *Sesbania cannabina* expose to high salinity[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 2780.
- [38] Chen J, Zhang H Q, Zhang X L, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigates oxidative injury in black locust under salt stress through modulating antioxidant defence of the plant[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 175: 104034.

- [39] Palma J M, Longa M A, Delrio L A, et al. Superoxide dismutase in vesicular arbuscular – mycorrhizal red clover plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 1993, 87(1): 77 – 83.
- [40] Zhou Y, Tang N Y, Huang L J, et al. Effects of salt stress on plant growth, antioxidant capacity, glandular trichome density, and volatile exudates of *Schizonepeta tenuifolia* Briq[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(1): 252.
- [41] 韩 冰. 丛枝菌根真菌(AMF)对黄瓜植株盐胁迫伤害的缓解及其生理效应研究[D]. 南京:南京农业大学, 2011.
- [42] Jiang Y N, Xie Q J, Wang W X, et al. *Medicago* AP2 – domain transcription factor WR15a is a master regulator of lipid biosynthesis and transfer during mycorrhizal symbiosis [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(11): 1344 – 1359.
- [43] Wang Y N, Lin J X, Huang S C, et al. Isobaric tags for relative and absolute quantification – based proteomic analysis of *Puccinellia tenuiflora* inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi reveal stress response mechanisms in alkali – degraded soil [J]. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(13): 1584 – 1598.
- [44] 赵怀玉, 林鸿宣. 植物响应盐碱胁迫的分子机制[J]. *土壤与作物*, 2020, 9(2): 103 – 113.
- [45] Shi S M, Chen K, Gao Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungus species dependency governs better plant physiological characteristics and leaf quality of mulberry (*Morus alba* L.) seedlings [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1030.
- [46] 刘洪光. AM 真菌提高枸杞耐盐性的机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2016.
- [47] Evelin H, Kapoor R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis modulates antioxidant response in salt – stressed *Trigonella foenum – graecum* plants[J]. *Mycorrhiza*, 2014, 24(3): 197 – 208.
- [48] 韦莉莉, 卢昌熠, 丁 晶, 等. 丛枝菌根真菌参与下植物 – 土壤系统的养分交流及调控[J]. *生态学报*, 2016, 36(14): 4233 – 4243.
- [49] Yang C X, Zhao W N, Wang Y N, et al. Metabolomics analysis reveals the alkali tolerance mechanism in *Puccinellia tenuiflora* plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Microorganisms*, 2020, 8(3): 327.
- [50] 郝晓燕, 李建平, 高升旗, 等. 盐角草 *P5CS* 基因克隆及其在高盐胁迫下的表达分析[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(2): 469 – 477.
- [51] Kesari R, Lasky J R, Villamor J G, et al. Intron – mediated alternative splicing of *Arabidopsis P₅CS₁* and its association with natural variation in proline and climate adaptation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(23): 9197 – 9202.
- [52] Kishor P, Hong Z, Miao G H, et al. Overexpression of [delta] – pyrroline – 5 – carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants [J]. *Plant Physiology*, 1995, 108(4): 1387 – 1394.
- [53] 吴 娜. 丛枝菌根真菌(AMF)对青杨雌株和雄株耐盐性影响的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2018.
- [54] 缙天韵, 苏 艳, 陈馨航, 等. 硅促进盐胁迫下黄瓜 *NHX1* 基因表达及 Na⁺ 在液泡中的区隔化效应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(11): 1923 – 1934.
- [55] 张永兰, 解莉楠. *HKT1* 在植物耐盐机制中的研究进展[J]. *生物技术通报*, 2021, 37(6): 213 – 224.
- [56] 陈 婕. 丛枝菌根真菌(AMF)提高刺槐耐盐性机制的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2018.
- [57] Porcel R, Aroca R, Azcon R, et al. Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na⁺ root – to – shoot distribution [J]. *Mycorrhiza*, 2016, 26(7): 673 – 684.
- [58] Lin H X, Yang Y Q, Quan R D, et al. Phosphorylation of sos3 – like calcium binding protein8 by sos2 protein kinase stabilizes their protein complex and regulates salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(5): 1607 – 1619.
- [59] 秦晓惠, 段志坤. 植物盐胁迫的信号调控机制[J]. *基因组学与应用生物学*, 2019, 38(8): 3706 – 3713.
- [60] Zhang X H, Han C Z, Gao H M, et al. Comparative transcriptome analysis of the garden asparagus (*Asparagus officinalis* L.) reveals the molecular mechanism for growth with arbuscular mycorrhizal fungi under salinity stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 141: 20 – 29.
- [61] Zhang J L, Shi H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance [J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 115(1): 1 – 22.
- [62] Zhang W D, Wang P, Bao Z, et al. SOS1, HKT1; 5, and NHX1 synergistically modulate Na⁺ homeostasis in the halophytic grass *Puccinellia tenuiflora* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 576.
- [63] Chen S C, Zhao H J, Zou C C, et al. Combined inoculation with multiple arbuscular mycorrhizal fungi improves growth, nutrient uptake and photosynthesis in cucumber seedlings [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2516.
- [64] Gong X Q, Zhang J Y, Liu J H. A stress responsive gene of *Fortunella crassifolia* FeSIP functions in salt stress resistance [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 83: 10 – 19.
- [65] Hadian – Deljou M, Esna – Ashari M, Mirzaie – asl A. Alleviation of salt stress and expression of stress – responsive gene through the symbiosis of arbuscular mycorrhizal fungi with sour orange seedlings [J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 268: 109373.
- [66] Igiehon N O, Babalola O O. Biofertilizers and sustainable agriculture: exploring arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(12): 4871 – 4881.
- [67] Wang J P, Zhai L, Ma J Y, et al. Comparative physiological mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt – induced adverse effects on leaves and roots of *Zelkova serrata* [J]. *Mycorrhiza*, 2020, 30(2/3): 341 – 355.
- [68] Fiorilli V, Lanfranco L, Bonfante P. The expression of GintPT, the phosphate transporter of *Rhizophagus irregularis*, depends on the symbiotic status and phosphate availability [J]. *Planta*, 2013, 237(5): 1267 – 1277.
- [69] 曹庆芹, 邓 杰, 朱丽静, 等. ‘红颜’草莓菌根磷转运蛋白基因

- 的克隆及荧光定量表达分析[J]. 园艺学报, 2013, 40(4): 641–650.
- [70] 马志博. 菌根共生提高酸枣耐盐性机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [71] Liu J J, Liu J L, Liu J H, et al. The potassium transporter *SIHAK10* is involved in mycorrhizal potassium uptake[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(1): 465–479.
- [72] Yang C W, Jianaer A, Li C Y, et al. Comparison of the effects of salt – stress and alkali – stress on photosynthesis and energy storage of an alkali – resistant halophyte *Chloris virgata* [J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(2): 273–278.
- [73] Roupheal Y, Cardarelli M, Mattia E, et al. Enhancement of alkalinity tolerance in two cucumber genotypes inoculated with an arbuscular mycorrhizal biofertilizer containing *Glomus intraradices* [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46(5): 499–509.
- [74] 王明元, 夏仁学, 王 鹏. 丛枝菌根真菌对枳不同根围铁及球囊霉素螯合金属的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2010, 39(1): 42–46.
- [75] 王明元. 丛枝菌根真菌对柑橘铁吸收的效应及其作用机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [76] 温小杰, 张学勇, 郝晨阳, 等. 植物激素信号传导途径研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2010, 12(6): 10–17.
- [77] Pozo M J, López – Rúa J A, Azcón – Aguilar C, et al. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1431–1436.
- [78] 陈 琪, 程 浩, 李 琴, 等. 丛枝菌根真菌促进南美蟛蜞菊在低磷环境下的生长[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(8): 103–107.
- [79] 贺忠群, 李焕秀, 汤浩茹, 等. 丛枝菌根真菌对 NaCl 胁迫下番茄内源激素的影响[J]. 核农学报, 2010, 24(5): 1099–1104.
- [80] García – Garrido J M, Lendzemo V, Castellanos – Morales V, et al. Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Mycorrhiza*, 2009, 19(7): 449–459.
- [81] Yoneyama K, Xie X N, Sekimoto H, et al. Strigolactones, host recognition signals for root parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi, from Fabaceae plants [J]. *New Phytologist*, 2008, 179(2): 484–494.
- [82] Aroca R, Ruiz – Lozano J M, Zamarreño Á M, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(1): 47–55.
- [83] 廖德华, 刘俊丽, 刘健健, 等. 植物激素响应和调控丛枝菌根共生研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(6): 1679–1689.
- [84] Testerink C, Munnik T. Phosphatidic acid: a multifunctional stress signaling lipid in plants [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(8): 368–375.
- [85] 焦德志, 赵泽龙. 盐碱胁迫对植物形态和生理生化影响及植物响应的研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(20): 1–4.
- [86] 贾婷婷, 常 伟, 范晓旭, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对沙枣苗木光合与叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1337–1347.
- [87] Neelam S, Subramanyam R. Alteration of photochemistry and protein degradation of photosystem II from *Chlamydomonas reinhardtii* under high salt grown cells [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2013, 124: 63–70.
- [88] Ezz T M, Nawar A. Salinity and mycorrhizal association in relation to carbohydrate status, leaf chlorophyll and activity of peroxidase and polyphenol oxidase enzymes in sour orange seedlings [J]. *Alexandria Journal of Agricultural Research*, 1994, 39(1): 263–280.
- [89] 袁丽环, 闫桂琴. 丛枝菌根化翅果油树幼苗根际土壤微环境[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 678–686.
- [90] 刘振坤. 刺槐丛枝菌根真菌提高土壤营养和结构稳定性的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013: 17–18.
- [91] Gresh N, Naseem – Khan S, Lagardère L, et al. Channeling through two stacked guanine quartets of one and two alkali cations in the Li⁺, Na⁺, K⁺, and Rb⁺ series. Assessment of the accuracy of the SIBFA anisotropic polarizable molecular mechanics potential [J]. *Journal of Physical Chemistry B*, 2017, 121(16): 3997–4014.
- [92] 许盼云, 吴玉霞, 何天明. 植物对盐碱胁迫的适应机理研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2020, 39(10): 41–49.
- [93] 苟艳丽, 张 乐, 郭 欢, 等. 植物 AP2/ERF 类转录因子研究进展[J]. 草业科学, 2020, 37(6): 1150–1159.
- [94] Meng L S, Wang Y B, Yao S Q, et al. *Arabidopsis AINTEGUMENTA* mediates salt tolerance by trans – repressing *SCABP8* [J]. *Journal of Cell Science*, 2015, 128(15): 2919–2927.
- [95] Xue L, Cui H T, Buer B, et al. Network of GRAS transcription factors involved in the control of arbuscule development in *Lotus japonicus* [J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(3): 854–871.
- [96] Floss D S, Levy J G, Lévesque – Tremblay V, et al. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(51): E5025–E5034.
- [97] Delaux P M, Bécard G, Combier J P. *NSP1* is a component of the Myc signaling pathway [J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 59–65.
- [98] Nongpiur R C, Singla – Pareek S L, Pareek A. Genomics approaches for improving salinity stress tolerance in crop plants [J]. *Current Genomics*, 2016, 17(4): 343–357.